PITTIERIA Nº 22, 5-24, Junio de 1994

MORFOLOGÍA COMPARATIVA DE LAS SEMILLAS Y PLÁNTULAS DE *OCHROMA PYRAMIDALE, MATISIA CORDATA* Y *QUARARIBEA ASTEROLEPIS* (BOMBACACEAE)

Héctor López -Naranjo*

Jorge Parra M.**

RESUMEN

La comparación morfológica y anatómica de las semillas, embriones y plántulas de ***Ochroma pyramidale, Matisia cordata*** y ***Quararibea asterolepis*** revela algunas afinidades pero grandes diferencias entre *Matisia* y *Quararibea,* mientras que entre estos dos géneros y ***Ochroma*** no existe relación alguna. Las afinidades de *Ochroma* con los géneros anemocoros de Las Tribus Adansonieae y Ceibeae son aparentes y no tienen soportes anatómicos ni morfológicos. Evolutivamente la condición más primitiva de las semillas la tiene *Ochroma pyramidale,* pues a diferencia de las demás Bombacaceae americanas, presenta el embrión relativamente pequeño rodeado por un endosperma oleaginoso masivo. Al contrario, ***Matisia cordata*** y ***Quararibea asterolepis*** tienen semillas más evolucionadas en las cuales la testa es membranácea e indiferenciada, el endosperma está ausente, y los materiales de reserva (almidón y mucilago) se depositan en el embrión, especialmente en los cotiledones.

SUMMARY

The comparative morphology and anatomy of seed and seedlings of *Ochroma* ***pyramidale, Matisia cordata*** and ***Quararibea asterolepis*** are described and illustrated, with notes on their ecology and relationships.

* Profesor Titular. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida - Venezuela.

** Profesor Agregado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Mérida - Venezuela.

INTRODUCCION

Matisia, Quararibea y ***Ochroma*** son tres importantes géneros neotropicales de Bombacaceae (Tribu Matisieae, según ENGLER, 1930) caracterizados por presentar las hojas simples y los estambres agrupados en una columna estaminal indivisa o dividida apicalmente en lóbulos, dientes o lacinias anteríferas (CUATRECASAS, 1954; HUTCHINSON, 1967; ALVERSON, 1989). Estas mismas características generales también las comparten otros seis géneros americanos, de la misma tribu, de distribución más restringida que los tres primeros. Estos son: ***Cavanillesia, Bernoullia, Patinoa, Septotheca, Phragmotheca*** y ***Huberodendron*** (HUTCHINSON, 1967).

Las relaciones taxonómicas entre los citados géneros en base a la anatomía de la madera, revelan que ***Ochroma*** tiene mayores afinidades con ***Bernoullia*** y ***Cavanillesia***, lo mismo que con el leño de otras Bombacaceae, por ejemplo ***Ceiba*** y ***Chorisia*** (MILLER, 1991). De la misma manera, coincidiendo con las observaciones de RECORD (1939), MILLER (1991) llega a la conclusión que ***Matisia, Quararibea*** y ***Phragmotheca*** constituyen un grupo bastante homogéneo y muy particular dentro de las Bombacaceae. Según este autor, las únicas diferencas significativas están en el tamaño de las punteaduras intervasculares: 2 a 4 micrómetros en ***Matisia*** y ***Quararibea*** y 4 a 6 micrómetros en ***Phragmotheca***.

En un estudio reciente sobre **Quararibea asterolepis,** LOPEZ-NARANJO & PARRA (1991) introducen nuevos caracteres sobre la morfología y anatomía del fruto, la semilla y la plántula de esta especie. Destacan estos autores, entre otros muchos aspectos, la presencia de almidón de reserva en la semilla y la connación total de los cotiledones. La concrescencia de ambos cotiledones es tan completa que las plántulas son sincótilas durante todo el desarrollo, con la posibilidad cierta de que haya comunicación e intercambio de metabolitos respiratorios entre uno y otro cotiledon (LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1991: p. 17-18 y Fig. 4).

En el presente trabajo se describe e ilustra la morfología y la anatomía de las semillas de **Ochroma pyramidale, Matisia cordata** y **Quararibea asterolepis**. De esta última se presentan ilustraciones más detalladas sobre el proceso de la concrescencia entre los cotiledones. Se complementa el estudio con la descripción de los

frutos y los aspectos relativos a la germinación y organografía de las plántulas de las tres especies.

MATERIALES Y METODOS

Se describe e ilustra la morfología y anatomía de las semillas de *Ochroma pyramidale* (Balso), *Matisia cordata* (Zapote) y *Quararibea asterolepis* (Mampuesto), con énfasis especial en las características estructurales e histoquímicas del embrión, el tejido nutricio y la testa. El estudio es complementado con los datos obtenidos sobre la germinación y el desarrollo inicial de las plántulas bajo condiciones ambientales favorables y controladas, según la metodología seguida por LOPEZ-NARANJO (1987) y LOPEZ-NARANJO & PARRA (1991). Las tres especies objeto del estudio son árboles neotropicales pertenecientes a la Tribu Matisieae de las Bombacaceae según los sistemas de clasificación de ENGLER (1930) y HUTCHINSON (1967). Las descripciones taxonómicas de las mismas están contenidas en el artículo de ROBYNS (1964). En la discusión y conclusiones se comparan y se establecen las diferencias organográficas entre las radículas, hipocótilos, ápices vegetativos y cotiledones de *Matisia cordata* y *Quararibea asterolepis*. De la misma manera, se comparan las semillas de *Ochroma pyramidale* con las de otras Bombacaceae del trópico americano, sobre todo con los géneros de cápsulas secas y diásporas anemocoras, tales como *Pochota* (*Bombacopsis*), *Pseudobombax, Spirotheca, Ceiba,* todas las cuales, incluyendo también a *Pachira,* fueron objeto de análisis.

Se quiere demostrar, entre otros aspectos anatómicos, que: (a) las semillas y plántulas de *Q. asterolepis* son más evolucionadas que las de *M. cordata*: (b) No existe afinidad alguna entre las unidades de dispersión del sistema *Matisia-Quararibea* con las correspondientes a *Ochroma*; (c) Las semillas de *Ochroma pyramidale* son estructuralmente muy primitivas, y aunque tienen algunos caracteres histológicos en la testa semejantes a los de algunos géneros de las Tribus Adansonieae y Ceibeae, la afinidad con éstos es muy lejana.

RESULTADOS

Ochroma pyramidale (Cav. ex Lam.) Urban. Fig. 1.

Nombre común: Balso, Lano.

Sinonimia: *Ochroma lagopus* Swartz

Bombax pyramidale Cav. ex Lam.

Distribución: Especie neotropical, monotípica, distribuida desde el sureste de México hasta Bolivia.

En Venezuela se desarrolla en toda la tierra caliente, pero tiene su óptima distribución en los bosques pluviales de los Estados Zulia, Yaracuy, Miranda y Estados del Oriente del país. Crece con preferencia a lo largo de las riberas de los ríos en lugares abiertos y en el bosque secundario que se desarrolla sobre áreas deforestadas o quemadas (LAMPRECHT & HUECK, 1959; OLIVA-ESTEVA, 1969).

El fruto de *Ochroma pyramidale* es una cápsula loculicida, lineal, 5-valvada, de unos 18-25 cm largo por 3,0 - 4,0 cm ancho. El pericarpo adulto es semileñoso, relativamente delgado (0,5 - 1,0 mm espesor aproximadamente) y se halla provisto de una serie de estrías o costillas longitudinales que favorecen la dehiscencia. De las paredes internas del fruto se desarrolla una lana abundante, de color marrón-rojizo, que envuelve a las semillas.

Anatómicamente, la pared del fruto está diferenciada en exocarpo, mesocarpo y endocarpo. El exocarpo (sensu lato) comprende una epidermis sencilla (uniseriada) de células radialmente alargadas, gruesas y tricomatosas (con pelos estrellados y simples) y un parénquima clorofílico subepidérmico, de varias células de espesor, que se mantiene activo hasta la madurez. El mesocarpo consiste de una zona esclerótica donde se concentra el sistema vascular y el secretor. El primero, distribuido irregularmente, está representado por haces colaterales que, individualmente o en número de dos o más, se rodean de una vaina esclerenquimática común la cual generalmente es abierta y no cerrada; el segundo lo forman canales mucilaginosos de gran desarrollo con depósitos solidificados de mucilago. Entre ambos sistemas no hay parénquima fundamental, o éste es muy escaso y obliterado, razón por la cual el fruto adulto resulta frágil y quebradizo. El endocarpo está formado de una zona generadora de tricomas o pelos unicelulares, que en conjunto forman la lana que envuelve las semillas. El origen histogénico de esta lana

proviene del parénquima interno de la región carpelar, la cual tiene como límite una epidermis uniseriada delicadamente lignificada. Ambos tejidos se proyectan hacia los lóculos del ovario, forman una enorme superficie interna, con lo cual el parénquima prolifera considerablemente dando lugar a células alargadas en todas las direcciones, las que, finalmente, evolucionan hasta formar los conocidos tricomas.

Las semillas producidas en abundancia son diminutas, de 3,0 - 4,0 mm largo por 1,5 - 2,0 mm ancho, piriformes, y peso medio de 7,3 mg. El funículo, a manera de un diminuto apéndice basal, persiste en el polo radicular y consiste esencialmente de un parénquima amiláceo recorrido longitudinalmente por dos o tres condoncillos vasculares. De esta estructura se origina una rafe ventral, lineal, de poca apariencia, la cual recorre longitudinalmente la superficie de la testa sin llegar a ramificarse. La porción ventral-subapical de la semilla, es decir, la región calazal, presenta una estructura adicional bien definida, relacionada con la imbibición. Esta estructura es el opérculo. Se trata de un sistema de dimensiones microscópicas conformado por una minúscula válvula circular de color negro, y de un conjunto de 10-15 apéndices denticulados que se cierran herméticamente en torno de aquélla. Cuando la semilla es humedecida las dos partes en cuestión se hidratan, se separan entre sí, permitiéndose de este modo la difusión de agua a través de las fisuras entre los dientes. En consecuencia, la imbibición de la semilla es completamente basípeta.

ESTRUCTURA DE LA SEMILLA

TESTA. La testa está diferenciada en: (a) una parte externa, usualmente de 80 µm de espesor, constituida de un tejido esponjoso, de superficie rugulosa-papilosa y consistencia semicarnosa; (b) una parte media pétrea y esclerótica, representada por una gruesa y rígida capa de Malpighio de 200 µm de espesor; y (c) una parte interna formada de un parénquima aerífero, de unos 90 µm de espesor y textura membranácea. Se pudo comprobar que la parte (a) deriva del tegumento externo, mientras la (b) y (c) tienen origen en el tegumento interno. Aunque los dos tegumentos persisten y alcanzan alto grado de diferenciación, el mayor papel en la protección lo realiza la capa de Malpighio. Este tejido

unistrato, formado por células en empalizada con tres grados de especialización en sus paredes radiales, pierde su rigidez estructural en atmósfera húmeda y se comporta como un tejido hidrofílico y expansivo capaz de retener agua. De hecho, durante la imbibición se rompe según dos o más lineas longitudinales en sentido basípeto y aumenta de volumen.

ENDOSPERMA. Como muestra la figura 1A, el endosperma es abundante, oleaginoso, y forma una parte considerable del peso total de la semilla. Consiste de un parénquima de finas paredes en cuyas células se depositan altas concentraciones de aceite como material de reserva.

EMBRION. El embrión es central, usualmente de 2,5 - 3,0 mm de largo, nunca mayor que la longitud del endosperma. Consiste de un eje radícula-hipocótilo ensanchado, dos cotiledones foliáceos y plegados (con el ápice comúnmente opuesto al opérculo) y una plúmula microscópica (Fig. 1A). El plegamiento de los cotiledones es variable, pero predominan las formas en 'S', 'W' o 'U', tal como se observan en los cortes transversales (Fig. 1B-D). Al igual que el endosperma, todo el embrión es oleaginoso.

La germinación de las semillas de Ochroma, luego de la imbibición por dos o tres horas, se inicia rápidamente a los 5 - 8 días, tiempo durante el cual es posible observar la emergencia de la radícula en algunas de las muestras. Todas las reservas oleaginosas del endosperma son consumidas en su totalidad entre 8 y 10 días después de la germinación, de modo que los cotiledones se liberan completamente de la testa a los 12-14 días. El material orgánico contenido en la capa de Malpighio, luego de la germinación, pierde sus propiedades hidrofílicas y se convierte en un material inerte, de modo que no participa como substrato respiratorio durante el crecimiento del embrión. El parénquima aerífero interno también degenera.

El brote aéreo juvenil presenta germinación epigea, entrenudos acortados y foliación compleja, mas sin que haya formación de catafilos, hojas compuestas, ni estructuras afines. Así, entre los cotiledones y las primeras hojas adultas se intercalan: (a) una hoja simple, semejante en forma y tamaño a la lámina cotiledonar; (b) hojas opuestas o subopuestas, simples y láminas aserradas; (c) hojas alternas, simples, trilobadas y ampliamente aserradas; y (d)

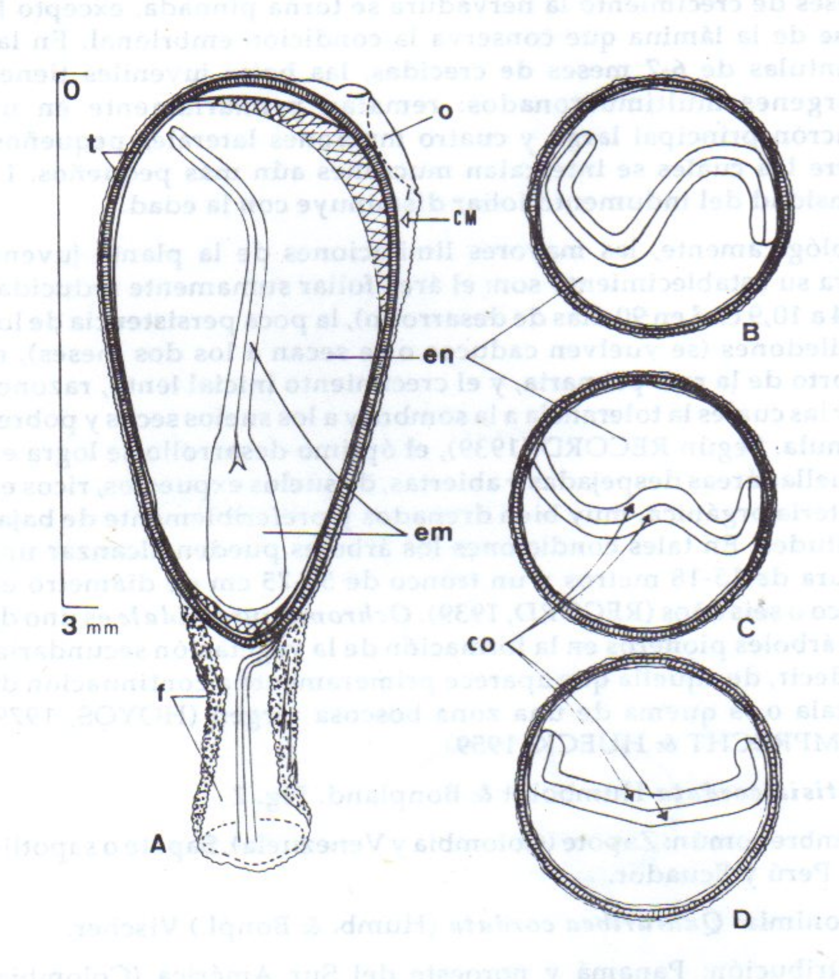


FIGURA 1. *Ochroma pyramidale* (Cav. ex Lam.) Urban. Semilla: A) Sección longitudinal mediana de la semilla, mostrando la testa (t), el endosperma (en), el embrión (em) y el funículo (f). En la región calazal está el opérculo denticulado (o). B-D) Secciones transversales a nivel de los cotiledones (co) mostrando la variación en el plegamiento: la forma en "S" predomina sobre las otras. La parte cuadriculada en (A) corresponde a un ensanchamiento del parénquima interno de la testa. CM = capa de Malpighio. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1994.

hojas alternas, simples, pentalobadas y doblemente aserradas. Los cotiledones y las hojas siguientes tienen esencialmente el mismo patrón de venación (palmatinervia), pero a partir de 6-7 meses de crecimiento la nervadura se torna pinnada, excepto la base de la lámina que conserva la condición embrional. En las plántulas de 6-7 meses de crecidas, las hojas juveniles tienen márgenes multimucronados: rematan primariamente en un mucrón principal largo y cuatro mucrones laterales pequeños, entre los cuales se intercalan mucrones aún más pequeños. La densidad del indumento foliar disminuye con la edad.

Ecológicamente, las mayores limitaciones de la planta juvenil para su establecimiento son: el área foliar sumamente reducida* (8,4 a 10,9 cm^2 en 90 días de desarrollo), la poca persistencia de los cotiledones (se vuelven caducos o se secan a los dos meses), el aborto de la raíz primaria, y el crecimiento inicial lento, razones por las cuales la tolerancia a la sombra y a los suelos secos y pobres es nula. Según RECORD (1939), el óptimo desarrollo se logra en aquellas áreas despejadas y abiertas, de suelos expuestos, ricos en materia orgánica, muy bien drenados y preferiblemente de bajas altitudes. En tales condiciones los árboles pueden alcanzar una altura de 15-18 metros y un tronco de 50-75 cm de diámetro en cinco o seis años (RECORD, 1939). *Ochroma pyramidale* es uno de los árboles pioneros en la formación de la vegetación secundaria, es decir, de aquella que aparece primeramente a continuación de la tala o la quema de una zona boscosa virgen (HOYOS, 1979; LAMPRECHT & HUECK, 1959)

Matisia cordata Humboldt & Bonpland. Fig. 2

Nombre común: Zapote (Colombia y Venezuela), Sapote o sapotllo del Perú y Ecuador.

Sinonimia: ***Quararibea cordata*** (Humb. & Bonpl.) Vischer.

Distribución: Panamá y noroeste del Sur América (Colombia, Perú y Ecuador). En Venezuela es ampliamente cultivado, sobre todo en los Estados Andinos (Táchira, Mérida y Trujillo) por el valor comestible de los frutos.

* Para el cálculo del área foliar se aplicó la fórmula de la elipse por ser el formato más próximo a las láminas juveniles.

Matisia cordata produce frutos drupáceos de cúpula reducida, pulpa enorme, y endocarpo de cinco huesos o pirenos monospermos, dos o tres de los cuales son abortivos. Los frutos adultos recién colectados tienen un peso fresco que oscila entre 350 y 500 gramos, y cada hueso fértil pesa entre 10 y 12 gramos. Las semillas son dorsiventrales, de 4,0 - 4,5 cm largo por 1,8 - 2,0 cm ancho y, en general, se caracterizan por presentar una enorme superficie debido al carácter corrugado de los cotiledones (Fig. 2).

ESTRUCTURA DE LA SEMILLA

TESTA. La cubierta seminal es indiferenciada. Consiste de un estrato de 7-10 capas de células obliteradas, adnato a la epidermis esclerificada del endocarpo (hueso) interno, con el cual forma un tejido de protección mixto de textura pergamínea y coloración oscura. Al momento de la germinación, el hueso externo del fruto, el cual es sumamente grueso y rígido, se rompe longitudinalmente en dos valvas (primero según una línea ventral la cual se continúa luego por el lado dorsal), permitiendo la emergencia de la radícula, el hipocótilo y posteriormente los cotiledones.

EMBRION. El embrión consiste de un eje radícula-hipocótilo bastante desarrollado, dos cotiledones profusamente corrugados, desiguales e independientes entre sí (uno dorsal y otro ventral) y una plúmula microscópica (Fig. 2 B). El eje embrional, representado casi en su totalidad por el hipocótilo, tiene una longitud variable entre 1/5 y 1/3 respecto al tamaño de la semilla y, aunque usualmente es paralelo y ventral, su posición respecto al eje longitudinal no es constante (Fig. 2 C-E). El ápice vegetativo embrional está protegido por dos primordios foliares estipulados, opuestos y desiguales, los cuales se evidencian en las plántulas de 50-60 días de crecidas; a veces, uno de los primordios foliares se reduce mucho o resulta abortivo, mas no las estípulas laterales de éstos. El peso seco del embrión adulto (liberado del hueso y de la testa) oscila entre 2,67 y 3,12 gramos.

Los cotiledones empalman al eje embrional mediante pecíolos muy cortos; y, aunque son gruesos y carnosos, por almacenar cantidades moderadas de almidón y mucilago, existe en ellos un dualismo funcional que se evidencia en la plántula. Es decir, los

dos órganos pueden actuar como estructuras fotosintetizantes, o pueden conservar la función primaria almacenadora según que se produzca o no el despliegue y la expansión después de la germinación. La ambigüedad de los cotiledones también puede conducir, como se verá a continuación, a que se combinen las dos funciones. La germinación de las semillas frescas y fértiles, protegidas por el hueso del fruto, toma lugar rápidamente a los 7-10 días con un alto porcentaje de germinabilidad. A los 20-25 días después de la emergencia de la radícula los dos cotiledones se liberan del hueso leñoso y se convierten en órganos epígeos. A partir de este momento se inicia la diferenciación entre ambos: el cotiledon mayor al principio adquiere un color amarillo, luego verdoso, finalmente verde intenso, con lo cual hay la expansión foliar parcial o total. El cotiledón menor, en cambio, aunque se vuelve parcialmente amarillo-verdoso, usualmente conserva su primitiva condición embrional, pierde peso, se seca, y finalmente caduca después de 105 días como órgano epigeo. El hipocotilo crece hasta 10 cm sobre la superficie del suelo y se convierte en un eje subleñoso de estructura bilateral. Anatómicamente, esta parte de la plántula cumple funciones reservantes, pues tanto en la médula como en el córtex se depositan granos de almidón en concentraciones no despreciables. La raíz primaria, representada anatómicamente por una protostela medulada y poliarca (con 12 polos protoxilemáticos diminutos), forma un sistema alorrizo profusamente ramificado con fuerte tendencia hacia la formación de rizósticos. Como en el caso anterior, también el parénquima medular y cortical acumulan almidón en abundancia. Todos los órganos aéreos de la plántula presentan indumento de pelos estrellados; los cotiledones tienden a ser glabros, o sólo exhiben pelos simples sobre la superficie ventral.

En suma, el embrión de **M. cordata** se distingue por la parte axial bien desarrollada y por los cotiledones corrugados, amiláceos-mucilaginosos, de gran superficie. El ápice vegetativo embrional no es protegido por catafilos puros, sino por primordios foliares estipulados. La semilla carece de endosperma.

Quararibea asterolepis Pittier. Fig. 3.

Nombre común: Bodoque, Mampuesto (Venezuela)

Sinonimia: ***Quararibea stenophyla*** Pittier

Quararibea chodati Vischer

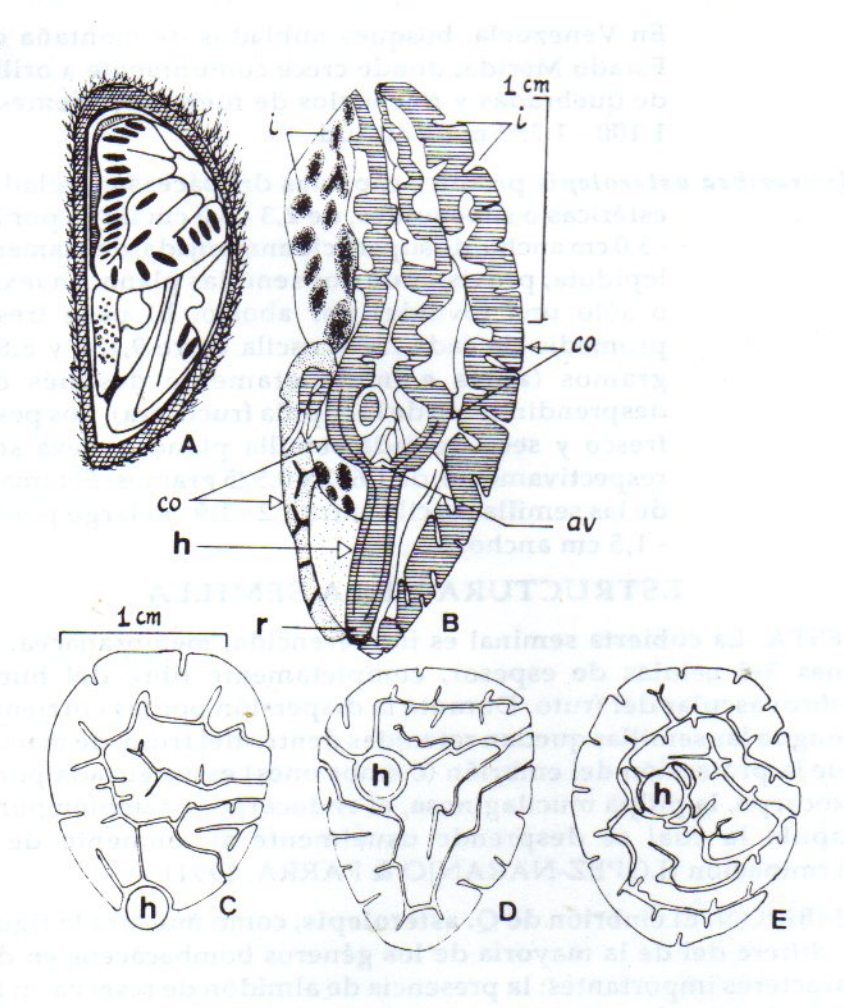


FIGURA 2. Matisia cordata H. & B. Semilla: a) Embrión incluido en el endocarpo leñoso (hueso fibrovascular) del fruto; la testa es adnata a la epidermis esclerificada del hueso interno. b) Embrión aislado, mostrando la radícula (r) el hipocotilo (h), el ápice vegetativo (av), los cotiledones (co) y las invaginaciones de éstos (i). C-E) Secciones transversales a nivel del eje embrional para mostrar la variación en el plegamiento de los cotiledones. Usualmente el cotiledon dorsal es mayor que el ventral. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1994.

Distribución: Costa Rica, Panamá, Colombia y Venezuela.

En Venezuela: bosques nublados de montaña del Estado Mérida, donde crece comunmente a orillas de quebradas y riachuelos de fuertes corrientes, a 1.100 - 1.250 m de altitud.

Quararibea asterolepis produce cápsulas drupáceas cupuladas, esféricas o subovoides, de 2,3 - 3,0 cm largo por 2,5 - 3,0 cm ancho, de superficie anaranjada, densamente lepidota, provistas de dos semillas planoconvexas, o sólo una (ovoide) por aborto. El peso fresco promedio de cada fruto oscila entre 9,137 y 8,817 gramos (antes e inmediatamente después del desprendimiento de la cúpula fructífera). Los pesos fresco y seco de cada semilla planoconvexa son, respectivamente, de 1,662 y 0,525 gramos. El tamaño de las semillas oscila entre 1,2 - 1,9 cm largo por 1,0 - 1,5 cm ancho.

ESTRUCTURA DE LA SEMILLA

TESTA. La cubierta seminal es indiferencida, membranácea, de unas 3-5 células de espesor, completamente libre del hueso fribrovascular del fruto. Durante la dispersión por las corrientes de agua las semillas quedan retenidas dentro del fruto, de manera que la protección del embrión (o embriones) es asegurada por el exocarpo, la pulpa mucilaginosa, el endocarpo, y también por la cúpula la cual se desprende usualmente al momento de la germinación (LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1991).

EMBRION. El embrión de **Q. asterolepis**, como muestra la figura 3, difiere del de la mayoría de los géneros bombacáceos en dos caracteres importantes: la presencia de almidón de reserva en los cotiledones y la connación total de éstos (LOPEZ-NARANJO & PARRA, 1991). El almidón de reserva, formado de granos compuestos y simples, satura las células del parénquima cotiledonar y junto con las substancias mucilaginosas segregadas por éste, forman el enorme volumen de la masa cotiledonar (entre 458 y 525 mg de materia seca por semilla). El análisis anatómico e histoquímico del embrión y sus partes revela lo siguiente:

1. La parte axial (eje radícula-hipocotilo-plúmula) es muy pequeña (Fig. 3 A-B) pero histológicamente la más diferenciada de todo el embrión en cuanto a tejidos meristemáticos se refiere: protodermis, procambium y meristema fundamental del córtex y la médula. Esta misma diferenciación se extiende también a los pecíolos cotiledonares, donde la vascularización primaria es completa. El ápice vegetativo embrional (Fig. 3B) está protegido por una cobertura de catafilos microscópicos, los cuales son substituidos en una fase avanzada del desarrollo por primordios foliares simples y estipulados.

2. La masa cotiledonar, como muestran las figuras 3 A, 3 C-F y 3 G - J, presenta tres líneas de connación: una central o principal que une ambos cotiledones por la superficie ventral, y otras dos líneas de concrescencia intracotiledonar (las cuales son homólogas, opuestas y laterales) que unen, cada una, las márgenes dorsales de aquéllos. La primera de las líneas ofrece cuatro posibilidades en su diseño: curva, oblicua, paralela y perpendicular respecto a la superficie ventral del embrión; las laterales, en cambio, construyen una figura en forma de "Y" o dicotómica (Fig. 3 G-J). La proyección de las citadas líneas de unión hacia la base del embrión explica los diagramas C-F de la figura 3; es decir, hay total correspondencia entre las figuras G-D, H-E, I-F y J-C, respectivamente. Es interesante destacar que el único tejido que interviene en este complejo proceso congénito es la protodermis de las hojas cotiledonares, la que, en forma de una doble capa de células alternantes, se distingue del parénquima central por su menor tamaño y sobre todo por carecer de almidón y mucilago. El otro aspecto relevante se refiere a que la soldadura sólo afecta a las áreas que son histológicamente homólogas, de manera tal que no hay formación de intersticios ni cavidades internas.

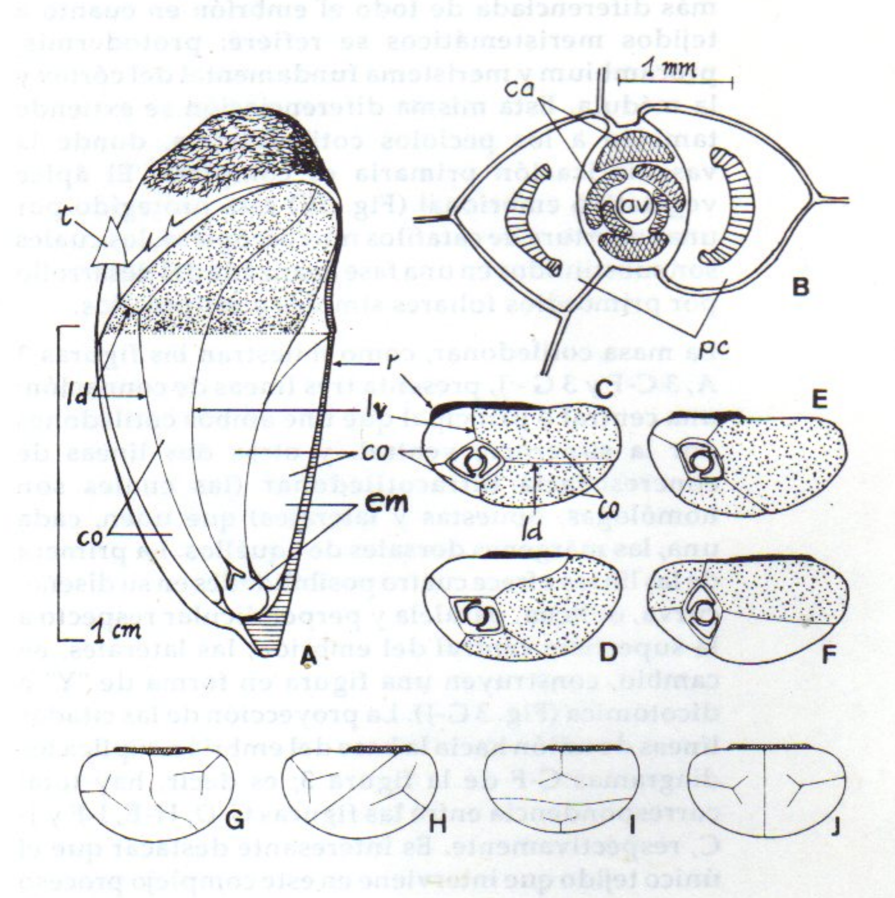


FIGURA 3. ***Quararibea asterolepis*** Pittier. Semilla: A) Diagrama de la semilla mostrando el embrión (em), la testa (t) y la rafe ventral (r). Los cotiledones (co) son connatos: muestran la línea principal de connación (lv) y las líneas de concrescencia intracotiledonar (ld). B) Sección transversal a nivel de la plúmula, mostrandolos catafilos (ca) y los pecíolos cotiledonares (pc). C-F) Secciones transversales a nivel del eje embrional destacando los dos cotiledones (co) uno de los cuales aparece punteado. g-J) Secciones transversales de la porción media de la semilla mostrando la variación en la soldadura de los cotiledones: la forma curva predomina sobre las restantes. Original de H. LOPEZ-NARANJO, 1994.

En concordancia al ambiente sombreado y húmedo del bosque nublado, la plántula de **Q. asterolepis** desarrolla una superficie foliar muy grande una vez que se han agotado las reservas cotiledonares, es decir, de 95 a 100 cm2 de área foliar en tres o cuatro meses, luego de lo cual la yema terminal entra en período de reposo. Sobre la germinación y el desarrollo se pueden consultar los artículos de LOPEZ-NARANJO & PARRA (1991), DUKE (1969) Y ALVERSON (1989).

DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los resultados permiten postular dos tendencias evolutivas en los representantes de la Tribu Matisieae de las Bombacaceae, tomando como base los caracteres de la semilla, germinación y plántula. Por un lado, la serie representada por **Matisia-Quararibea** con caracteres relativamente avanzados; por el otro, la condición primitiva exhibida por **Ochroma**. Sin embargo, al comparar y relacionar los caracteres anatómicos y del desarrollo de **Matisia cordata** y **Quararibea asterolepis** se llega a la conclusión que la especie de Pittier es más evolucionada que la de Humboldt & Bonpland. Todos los caracteres de **Q. asterolepis** tienden a favorecer: la latencia y dispersión de la semilla, el vigor de la plántula, el crecimiento vegetativo, la competencia y la plasticidad. En el siguiente cuadro comparativo se presentan las principales diferencias entre ambas.(Véase p. 20)

Resulta evidente que *Quararibea asterolepis* es más especializada y moderna, en todos los caracteres citados, que *Matisia cordata*, lo cual apoya la hipótesis de ALVERSON (1989). Según este autor las especies actuales de *Quararibea*, caracterizadas por la relativa uniformidad en sus caracteres morfológicos, evolucionaron de ancestros semejantes a Matisia, género en el cual la variabilidad de los caracteres morfológicos es mayor. En general, se observa en *Q. asterolepis* una fuerte tendencia hacia la especialización anatómica de los tejidos y la reducción o fusión de partes homólogas (reducción del número de semillas a una, soldadura de los cotiledones, especialización del parénquima almacenador, simplificación del sistema conductor, etc.). La protección del ápice vegetativo por catafilos puros, asociado al carácter almacenador de los cotiledones, también es un avance de

M. cordata	*Q. asterolepis*
1. Eje embrional. Largo (el hipocótilo se desarrolla mucho).	1. Eje embrional. Muy corto (el hipocótilo se desarrolla poco o nada).
2. Apice vegetativo embrional. Protegido por dos primordios foliares estipulados.	2. Apice vegetativo embrional. Protegido por una cobertura de catafilos puros.
3. Sistema vascular de la raíz primaria. Una protostela medulada y poliarca (12 polos xilemáticos).	3. Sistema vascular de la raíz primaria. Una protostela medulada oligarca (8 polos xilemáticos).
4. Sistema vascular del hipocotilo. Una sifonostela abierta y amplia, con el parénquima interfascicular abundante.	4. Sistema vascular del hipocotilo. Una sifonostela cerrada, con poco desarrollo del parénquima interfascicular.
5. Almidón de reserva. Uniformemente distribuido en todos los tejidos del embrión: la protodermis y el parénquima cotiledonar; lo mismo que en la médula, el parénquima interfascicular, el córtex y la protodermis del hipocotilo. También en la médula y el córtex de las raíces.	5. Almidón de reserva. Depositado exclusivamente en el parénquima amilífero de la masa cotiledonar; o en la médula del sistema de raíces de la plántula. Nunca en el córtex del eje primario o las raíces.
6. Cotiledones. Independientes entre sí, profusamente corrugados y funcionalmente ambiguos; reservantes/fotosintetizantes. Está favorecida la superficie sobre el volumen.	6. Cotiledones. Soldados en una masa cotiledonar única, de enorme volumen y reducida superficie. Unifuncionales.
7. Plántula. Epigea. Epicótilo sin catafilos. Las primeras hojas vegetativas repiten la organización de los cotiledones: filotaxis opuesta, láminas desiguales y superficie foliar muy grande.	7. Plántula. Hipogea. Epicótilo provisto de 5-7 catafilos. Las primeras hojas laminares morfológicamente semejantes a las hojas adultas. El ápice vegetativo del eje primario es progresivo en su desarrollo.

importancia en la competencia pues capacita a las plántulas recién germinadas a un crecimiento vegetativo prolongado bajo la sombra del bosque. La concrescencia íntima de los cotiledones para formar una pieza única de gran tamaño, especializada en el almacenamiento, también tiene importancia ecológica: Al "fusionarse" los dos cotiledones e incrementarse el volumen (por la acumulación progresiva de almidón y mucilago durante el desarrollo) se produce en ellos una reducción considerable de la superficie externa, de manera que la relación volumen/superficie se vuelve demasiado grande con respecto al eje embrional, bloqueándose con éste el flujo normal de energía, ya en el propio fruto, favoreciéndose con ello el estado de latencia y subsecuentemente la dispersión (una relación inversa caracteriza al embrión de *Matisia*).

Aunque la connación cotiledonar es un fenómeno poco conocido entre las especies forestales, RIZZINI (1971) cita como ejemplo de esta clase a la **Swartzia euxylophora**, de la selva amazónica, cuyas grandes semillas ariladas germinan en el suelo forestal después de un año de latencia.

Con respecto a los restantes miembros de la **Tribu Matisieae**, el género que reune el mayor número de caracteres primitivos (véase EAMES, 1961; LOPEZ-NARANJO & HUBER, 1971; TAKHTAJAN, 1969) tanto en la semilla como en la plántula es **Ochroma**: endosperma oleaginoso abundante, embrión relativamente pequeño (nunca mayor que la longitud del endosperma) y casi recto, cotiledones foliáceos parcialmente plegados y de poco desarrollo respecto al eje embrional, y germinación epigea asociada a un desarrollo axial y lateral complejo de la plántula. Estos resultados y otros detalles invalidan la tesis sostenida por algunos autores según la cual el Balso o Lano está relacionado con los taxa más evolucionados de las Bombacaceae, es decir, las Adansonieae y Ceibeae según HUTCHINSON (1967). Se pudo constatar que en los principales géneros de estas dos tribus, por ejemplo **Pochota**, **Pseudobombax**, **Pachira** y **Ceiba**, el endosperma falta por completo o es vestigial como en la **Spirotheca** sp., el embrión es largo y curvo (siempre mayor que la longitud de la semilla) y los cotiledones excesivamente plegados. Falta, además, en la región calazal de las semillas, el opérculo denticular que distingue a

Ochroma. La estructura histológica de la testa, sin embargo, es común a todos los géneros anemocoros (y otros que no lo son), la cual es doble debido a la persistencia y especialización de los dos tegumentos. De los tejidos derivados del tegumento interno se demuestra que usualmente existe un desarrollo recíproco entre la capa de Malpighio y el parénquima interno, lo que se refleja en la textura y propiedades generales de la cubierta seminal. Por ejemplo, en **Pochota** (***P. trinitensis*** y ***P. quinata***), ***Pseudobombax septenatum*** y ***Spirotheca*** sp. la capa de Malpighio es muy reducida (60 - 72 µm espesor) mientras el parénquima interno alcanza un gran desarrollo (300-400 µm espesor). Al contrario, en la ***Ceiba pentandra*** la relación de ambos tejidos es inversa. Es de hacer notar que algunos autores han interpretado como perisperma al parénquima más interno de la testa, pero es muy dudosa la participación de este tejido como reservorio de alimentos, pues el análisis anatómico e histoquímico demuestra que no contiene almidón ni aceite. En realidad, el tejido en cuestión es un aerénquima de paredes celulósicas, uniforme o desigualmente engrosadas, que se comporta como un coloide hidrofílico en contacto con el agua de una manera análoga a como lo hace la capa de Malpighio en la semilla de ***Ochroma pyramidale***.

Conclusión: (a) La estructura histológica de la testa tiene escaso valor en la taxonomía de las Bombacaceae, pues la misma organización la presentan muchos géneros de frutos capsulares, productores o no de lana, con diversos mecanismos de dispersión. (b) ***Ochroma pyramidale*** no tiene afinidades con los representantes americanos de las Tribus Adansonieae y Ceibeae. Comparada, sin embargo, con los géneros del Sudeste Asiático más primitivos (Tribu Durioneae, según HUTCHINSON, 1967) la semilla tiene la misma estructura básica que la del género **Coelostegia** (por ejemplo, C. griffitiana de Malaya, ilustrada por CORNER, 1949) con el cual pudiera estar verdaderamente relacionado.

AGRADECIMIENTO

Deseamos expresar nuestro agradecimiento al personal que labora en la Sección de Genética Forestal y Laboratorio de semillas por habernos suministrado gran parte del material microspermo objeto de este estudio. Al CDCHT por su financiamiento, a la Sra. Nidia

Linares de H. por su labor mecanográfica y a la Profesora N. Espinoza de Pernía por haber facilitado el equipo de su laboratorio.

BIBLIOGRAFIA

ALVERSON, W.S. 1989. Matisia and Quararibea (Bombacaceae) should be retained as separate genera. Taxon, 38(3): 377-388.

CORNER, E. J.H. 1949. The durian theory or the origin of the modern tree. Ann. Bot., 52:367-414.

CUATRECASAS, J. 1954. Disertaciones sobre Bombacaceae. Rev. Acad. Col. de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales. Vol. IX (35): 164-177.

DUKE, J.A. 1969. On tropical trees seedling, I: Seeds, Seedlings, Systems and Systematics. Ann. Missouri Bot. Garden, 56(2): 125-161.

EAMES, A.J. 1961. Morphology of the Angiosperms. Mc-Graw-Hill Book Co. New York. 518 p.

ENGLER, A. 1930-1944. Syllabus der Pflanzenfamilien. II. Band. Angiospermen. Gebruder Borntraeger-Berlin. 666 p.

HOYOS, J. 1979. Los árboles de Caracas. Soc. de Cien. Nat. La Salle. Monografía 24. Caracas - Venezuela, 381 p.

HUTCHINSON, J. 1967. The Genera of Flowering Plants (Angiospermae). Dicotyledones: Vol II. Oxford At The Clarendon Press. xi + 659 p.

LAMPRECHT, H. & K. HUECK. 1959. Estudios morfológicos y ecológicos sobre la germinación y el desarrollo en la primera juventud de unas especies forestales. Bol. del Inst. For. Latinoamericano de Inv. y Capacitación, 3:21 p.

LOPEZ-NARANJO, H. & H. HUBER. 1971. Anatomía comparativa de las semillas de Brunellia y Weinmannia con respecto a su posición taxonómica. Pittieria 3: 19-28.

LOPEZ-NARANJO, H. 1987. Semilla, germinación y plántula de Psychotria trichotoma Mart. & Gal. Rev. Forest. Venez. 31: 119-137.

LOPEZ-NARANJO, H. & J. PARRA. 1991. Fruto, semilla y plántula de Quararibea asterolepis Pittier (Bombacaceae): anatomía y ecología. Pittieria 19: 5-24.

MILLER, R.B. 1991. Wood Anatomy of Phragmotheca (Bombacaceae). Brittonia, 43(2):88-92.

OLIVA-ESTEVA, F. 1969. Arboles ornamentales y otras plantas del trópico (Venezuela). Ed. Armitano, Caracas-Venezuela, 368 p.

RECORD, S.J. 1939. American woods of the Family Bombacaceae Tropical Woods, 59:13-20.

RIZZINI, C.T. 1971. Arboles y madeiras úteis do Brasil. Manual de dendrologia brasileira. Editora da Universidade de Sao Paulo. 294 p.

ROBYNS, A. 1964. Bombacaceae, Family 116. The Flora of Panama, Part VI. Ann. Missouri Bot. Gard. 51:37-68.

TAKHTAJAN, A. 1969. Flowering Plants: Origin and dispersal. Oliver &Boyd. Edinburgh. 310 p.